

Tagesrhythmik der motorischen Aktivität bei der Mongolischen Rennmaus (*Meriones unguiculatus*)

Von Th. HEINZELER und B. ASCHAUER

Aus der Anatomischen Anstalt (Lehrstuhl III) der Universität München

Eingang des Ms. 9. 11. 1987

Abstract

Daily patterns of motor activity in the Mongolian gerbil

Studied the motor activity of adult males of *Meriones unguiculatus* under different lighting conditions. Although interindividual as well as day to day variability is high, in all a circadian rhythm exists which runs free in LL. The shape of the daily activity distribution primarily is biphasic, the main summit (acrophase of the 24 h-component) occurring in the late afternoon. Short day conditions make the animals merely nocturnal, indicated by high average activity at night including a shift of maximal activity towards midnight. Under long day conditions, the animals prefer light time activity with peaks at dawn and dusk. This last-mentioned peak shifts toward darkness with increasing light-intensity.

Einleitung

Die Mongolische Rennmaus findet wegen einer Reihe günstiger Eigenschaften in zunehmendem Maße Eingang in experimentell arbeitende Labors. Viele anatomische, physiologische und verhaltensbiologische Charakteristika dieser Spezies wurden von THIESSEN und YAHR (1977) zusammengetragen. Doch zur Frage einer Tagesperiodizität in der Aktivität dieser Tiere fehlen verlässliche Angaben sowohl in der von THIESSEN und YAHR gesichteten Literatur wie auch in weiteren Untersuchungen, die teils unter seminaturalen Bedingungen, teils bei üblicher Käfighaltung durchgeführt wurden. Die Ergebnisse verschiedener Autoren sind so wenig einheitlich wie der Eindruck, den man bei Stallbesuchen gewinnen kann: wenn die Tier- und Käfigzahl nicht zu klein ist, trifft man zu jeder Zeit des Tages und der Nacht sowohl muntere Tiere wie auch Schlafkugeln an. Entsprechend wird *Meriones unguiculatus* als nachtaktiv (THIESSEN et al. 1968), als sowohl tag- wie auch nachtaktiv (TANIMOTO 1943; BANNIKOV 1954) oder auch als tagaktiv (ROPER und POLIOUDAKIS 1977) beschrieben. Dabei soll die Aktivitätsverteilung je nach Autor unimodal oder auch bimodal aussehen. Sicher beruhen diese Differenzen zum Teil darauf, daß zu kleine Tierzahlen beobachtet wurden, aber auch ein Einfluß der unterschiedlichen Haltungsbedingungen kann nicht ausgeschlossen werden. Deshalb haben wir das Aktivitätsmuster an einem größeren Untersuchungsgut bestimmt und versucht, dieses Muster durch Variation von zwei Umweltparametern zu modifizieren.

Material und Methode

Tiere. Insgesamt wurden 50 adulte männliche Tiere von *Meriones unguiculatus* untersucht. Sie stammten aus eigener Zucht, blieben bis zum Alter von 50 Tagen mit den Wurfgeschwistern bei der Mutter, dann mit den Wurf-Brüdern zusammen, bis sie 120 Tage alt waren, und wurden dann isoliert gehalten. Altruminpellets und Wasser standen ad libitum zur Verfügung. Das Tierzimmer war fensterlos, die Raumtemperatur wurde bei 20°C konstant gehalten. Alle Käfige standen auf Tischen nebeneinander unter der Deckenbeleuchtung, die Beleuchtungsstärke betrug (in allen Käfigen) 40 Lux. Sollte ein Tier stärker beleuchtet werden, wurde sein Käfig durch einen Vorhang von den anderen abgetrennt und eine zusätzliche Lampe bzw. ein Halogenscheinwerfer aufgestellt.

Registrierung. Uns stand ein Animex-Gerät zur Verfügung (Farad-Electronics, Schweden), das die Störung eines elektromagnetischen Feldes durch sich bewegende Tiere impulsweise registriert (maximal 5 Impulse/sec), summiert und stündlich ausdrückt. Unsere Werte repräsentieren also Bewegungen aller Art, soweit sie nur mit einer Mindestbeschleunigung eines Tierkörpers einhergehen, d. h. Aktivitäten der Nahrungsaufnahme ebenso wie Laufen, Graben etc.

Versuche. Diese Gesamtaktivität wurde registriert

- von einer Gruppe von 3 friedlich koexistierenden Rennmäusen, und zwar 15 Tage unter LD 16:8 und 20 Tage unter Dauerlicht,
- von 27 Einzeltieren unter LD 14:10, jeweils für 3 Tage,
- von 10 Einzeltieren, die an LD 14:10 adaptiert waren, nach Umstellung auf LD 8:16 (mindestens 24 Tage Anpassung) für je 3 Tage sowie nach erneuter Umstellung auf LD 16:8 (mindestens 24 Tage Anpassung) für nochmal 3 Tage. Je ein Tier dieser Gruppe wurde während beider Anpassungsphasen durchgehend registriert,
- von 10 Einzeltieren, die im LD 14:10 aufgewachsen waren, jeweils für 3 Tage bei 40 Lux, 3 Tage bei 400 Lux und 3 Tage bei 4000 Lux (im Käfig).

Auswertung. Die Werte aus Versuch a. wurden einer Spektralanalyse unterworfen (mit dankenswerter Hilfe durch Dr. L. v. LINDERN, Leiter des Rechenzentrums am Klinischen Institut des Max-Planck-Institutes für Psychiatrie München). Die Spektralanalyse filtert aus einer Zeitreihe periodisch wieder-

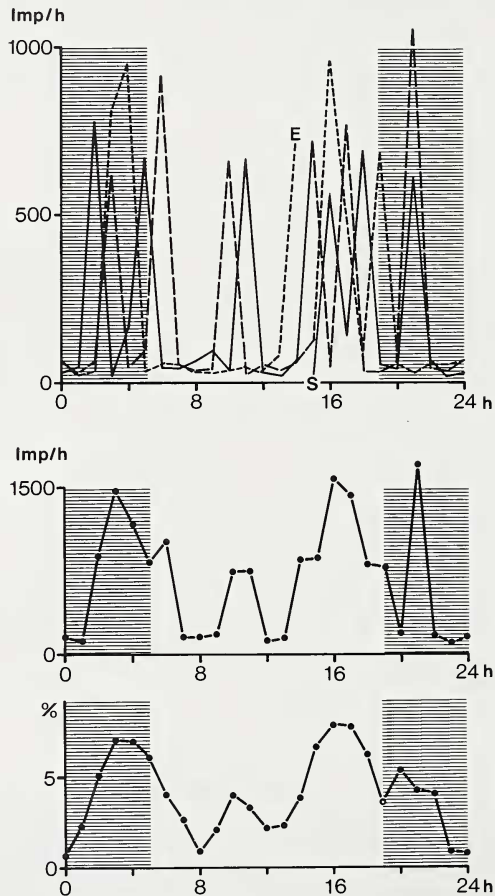


Abb. 1. Beispiele für die Registrierung eines Individuums. Oben: stündliche Impulswerte von 3 fortlaufenden Tagen, beginnend bei S, endend bei E. Mitte: Impulssumme dieser 3 Tage. Unten: Impulssumme in % der insgesamt registrierten Aktivität nach Glättung. Dunkelzeiten sind querschraffiert

kehrende Ereignisse heraus und erlaubt eine Aussage darüber, welche Frequenzen überzufällig stark in der Zeitreihe vertreten sind. So kann z. B. geklärt werden, ob in einer solchen längerfristigen Registrierung von Ereignissen eine Tagesperiodik enthalten ist oder nicht, und wenn ja, mit welcher Deutlichkeit (Konfidenz), Werte aus b., c. und d. wurden (vgl. Abb. 1) zunächst bei jedem Individuum über 3 Tage summiert, durch gleitende Mittelwertbildung geglättet und schließlich auf die gesamte Impulssumme dieses Tieres normiert. Erst dann wurde über alle an einem Versuch beteiligten Tiere gemittelt.

Ergebnisse

Versuch a: Folgt die Aktivitätsverteilung einem Rhythmus?

Die Mitglieder einer Gruppe sind erfahrungsgemäß weitgehend synchron aktiv. Deshalb konnte der erste Versuch mit 3 friedlich koexistierenden Männchen durchgeführt werden. Die 15tägige Abfolge der registrierten Impulse ist in Abb. 2 (oben) wiedergegeben. Auf den ersten Blick ist keinerlei auffällige Rhythmik zu erkennen. Werden indes diese Werte einer Spektralanalyse unterworfen, dann tritt eine rhythmische Komponente der Periodenlänge 24 h zutage. Die Abb. 2 zeigt rechts unten eine sog. Cosinor-Graphik, d. i. eine „Tagesuhr“ (6 Uhr rechts, 12 Uhr unten etc.), in der die Dunkelzeit als punktierter Sektor ausgewiesen ist. Die Pfeile (ähnlich Uhrzeigern) weisen auf die Phase der 24-h-Komponente bei 18.15 Uhr bzw. auf die Phasen der 12-h-Komponente kurz nach 7 und kurz nach

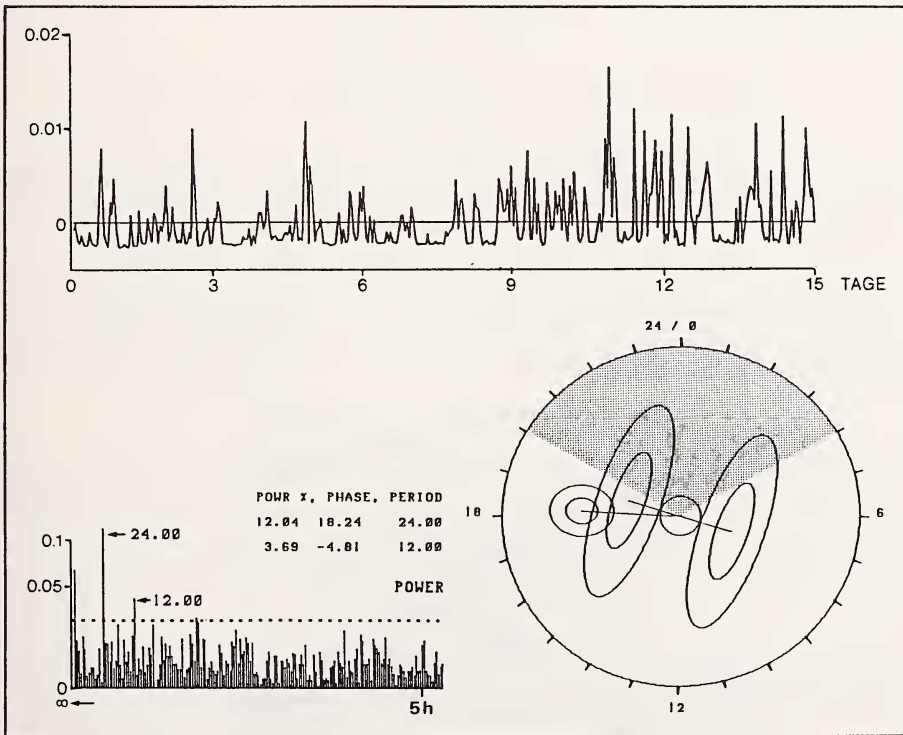


Abb. 2. Frequenzanalyse einer Gruppenregistrierung über 15 Tage. Oben: Aktivitätswerte relativ zum Gesamtdurchschnitt. Unten rechts: Hauptergebnis der Frequenzanalyse in Cosinor-Darstellung; Dunkelzeit punktiert. Unten links: Power-Spektrum, die gepunktete Linie entspricht dem 4fachen des Grundrauschens, deutlich ragen darüber die Besetzungswerte der 12- und der 24-h-Komponente sowie (ganz links) eines langfristigen Trends hinaus

19 Uhr. Die beiden Ellipsen an den Zeigerenden symbolisieren das Bestimmtheitsmaß (Konfidenz). Je höher die Konfidenz, desto kleiner sind die Ellipsen: bei der 24-h-Komponente beträgt die Konfidenz 99 %, bei der 12-h-Periodizität 95 %. Die Konfidenz wird aus der relativen Besetzung („Power“) der jeweiligen Frequenz berechnet. In Abb. 2 ist links unten zu 109 überprüften Frequenzen (der Wert Null entspricht einer unendlich langen Periode, das rechte Abszissenende einer Periode von 267 min) die zugehörige Besetzung aufgetragen. Man sieht, daß die gepunktete Linie, die dem 4fachen Grundrauschen entspricht, von der 24-h- und der 12-h-Komponente deutlich überschritten wird. Dieses erste Ergebnis belegt die Existenz eines Aktivitätsrhythmus bei *Meriones unguiculatus*, in dem die 24-h-Periode vorherrscht. Ein entsprechender Versuch mit 3 weiblichen Tieren führte zu einem sehr ähnlichen Ergebnis: mit jeweils 99 %iger Konfidenz konnte eine 24-h-Periode mit Phase bei 18.22 Uhr und eine 12-h-Periode mit Phasen bei 6.20 bzw. 18.20 festgestellt werden.

Ob sich in diesen Periodizitäten ein endogener circadianer Rhythmus ausdrückt oder ob lediglich externe Zeitgeber abgebildet werden, wurde durch einen Versuch im Dauerlicht geprüft. Abbildung 3 zeigt die Aktivitätsverteilung der vorigen Tiere im LL: offensichtlich läuft der Rhythmus frei. Das wurde dadurch sichtbar gemacht, daß in der Zeichnung nur die Aktivitätsspitzen repräsentiert wurden. Die Periodenlänge wird zu $26\frac{1}{2}$ h berechnet, Konfidenz 99 %. Auch dieses Experiment wurde mit einer Weibchengruppe bestätigt (Periodenlänge 24 h, Konfidenz 99 %). Im Dauerlicht gibt sich der Rhythmus durch seinen freien Lauf als endogen, durch die Periodenlänge als circadian zu erkennen.

Versuch b: Wie sieht die circadiane Aktivitätsrhythmik aus?

Trotz inter-individueller Schwankungen, die sich in der Standardabweichung der Durchschnittskurve ausdrücken, zeigt Abb. 4 als Tenor der Aktivitätsverteilung ein bimodales Muster mit mitternächtlichem Minimum. Ein schwach ausgeprägter Buckel der Aktivitätsverteilung wird am Vormittag beobachtet, das Hauptmaximum liegt bei 18.15 Uhr. Werden die Werte in ein Blockdiagramm übertragen (Abb. 4, rechts), in dem die Blockhöhe die durchschnittliche Aktivität während der Dunkel-, der Hellzeit und während zweier um die Beleuchtungswechsel gelegener 4-h-Bereiche bedeutet, die Fläche der Blöcke also ein Maß für die Gesamtaktivität in einer bestimmten Zeitspanne darstellt, dann geben sich die Tiere – wie schon zuvor durch die Lage der Aktivitätsmaxima – als eindeutig

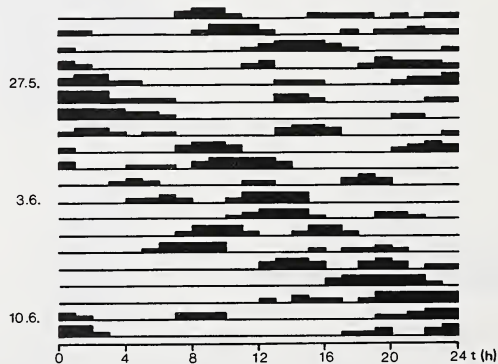


Abb. 3. Gruppenregistrierung im Dauerlicht. Dargestellt sind nur die Aktivitätsspitzen: die 3 Stufen der schwarzen Balken entsprechen Aktivitätswerten von bis 150 %, bis 200 % und mehr als 200 % der durchschnittlichen Aktivität (Grundlinie). Das Hauptmaximum der Aktivität wandert mit einer Periodenlänge von 26 h 31 min nach rechts

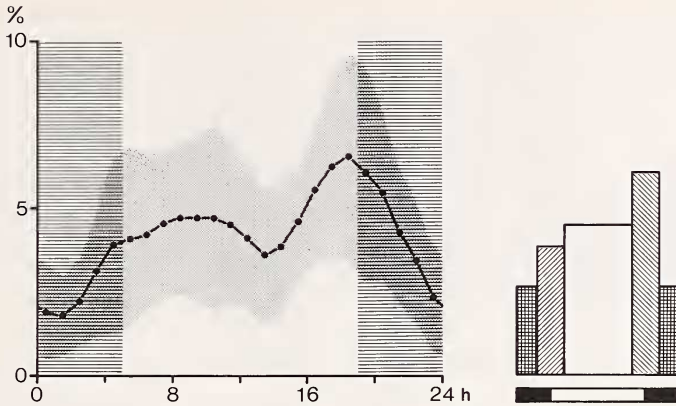


Abb. 4. Aktivitätsverteilung im Langtag, 27 Tiere. Links: Mittelwert und Standardabweichung (punktierter Bereich). Rechts: Blockdiagramm der Aktivität in der Nacht (doppelt schraffiert), in der reinen Hellzeit und in 2 jeweils 4 h breiten „Dämmerungszeiten“, die zur Hälfte vor und zur Hälfte nach dem Lichtwechsel liegen (schräg schraffiert)

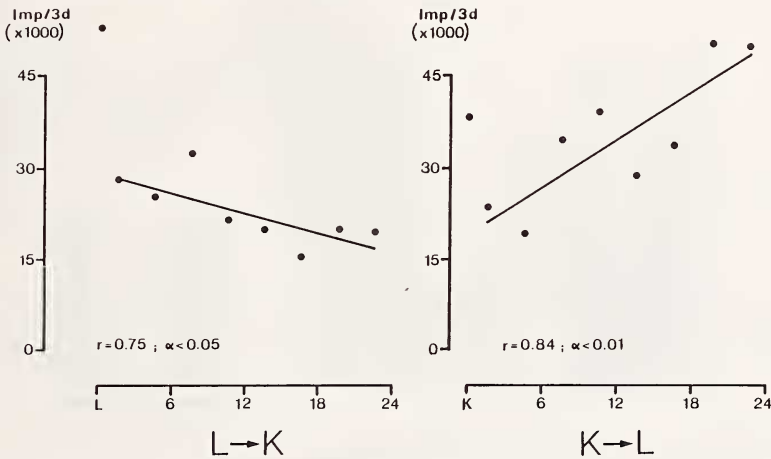


Abb. 5. Umstellung der Gesamtaktivität auf niedrigere Werte beim Übergang vom Lang- in den Kurztag (L→K) bzw. auf höhere Werte beim Übergang vom Kurz- in den Langtag (K→L). Aufgetragen sind jeweils 3tägige Impulssummen, verfolgt wurde die Umstellung an je einem Individuum über 24 Tage. Die Regressionsberechnungen beruhen auf Kurztagbeobachtungen (links) bzw. Langtagbeobachtungen (rechts); doch wurde zum Vergleich über den Nullpunkt der Zeitachse die vorausgegangene Langtag-Aktivität bei L bzw. die vorausgegangene Kurztag-Aktivität bei K eingezeichnet

tagaktiv zu erkennen mit einer zusätzlichen Bevorzugung der Zeit der Abenddämmerung. Das gilt für die hier gewählten Bedingungen: Langtag 14:10 und 40 Lux Beleuchtungsstärke.

Versuch c: Wie wirkt sich eine Änderung der Tageslänge aus?

Während der Eingewöhnung der Gruppe in die Kurztagverhältnisse wurde exemplarisch an einem Individuum der Umstellungsvorgang 24 Tage lang verfolgt (Abb. 5, links). Die Gesamtaktivität geht erheblich zurück. Ein anderes Individuum, an dem die Übergangs-

funktionen für den Wechsel vom Kurz- in den Langtag mitgeschrieben wurden, zeigt einen Anstieg der Gesamtaktivität (Abb. 5, rechts).

Wie bei diesen beiden Einzeltieren tritt auch im Gesamtdurchschnitt von 10 untersuchten Tieren eine höhere Dunkelaktivität im Kurztag bzw. eine höhere Hellaktivität im Langtag auf, was aus den Blockdiagrammen der Abb. 6 entnommen werden kann. Die Verteilungskurve selbst behält ihren zweigipfeligen Verlauf, doch ist im Kurztag das Hauptmaximum weit in die Nachtzeit hineinverschoben und umfaßt sogar noch Mitternacht, im Langtag rückt es wieder um 2½ h vor. Hellaktive Langtagtiere werden also im Kurztag dunkelaktiv und vice versa.

Im Vergleich zum Hauptmaximum treten beim Nebenmaximum während der vorgegebenen Eingewöhnungszeit keine Verschiebungen auf.

Versuch d: Welchen Einfluß hat die Beleuchtungsstärke?

Eine Gruppe von Tieren, die im Langtag aufgewachsen waren, wurde bei der stallüblichen Beleuchtungsstärke von 40 Lux registriert (Abb. 7, oben) sowie bei 400 bzw. 4000 Lux. Je hellerem Licht die Tiere ausgesetzt waren, desto weiter verschiebt sich das abendliche

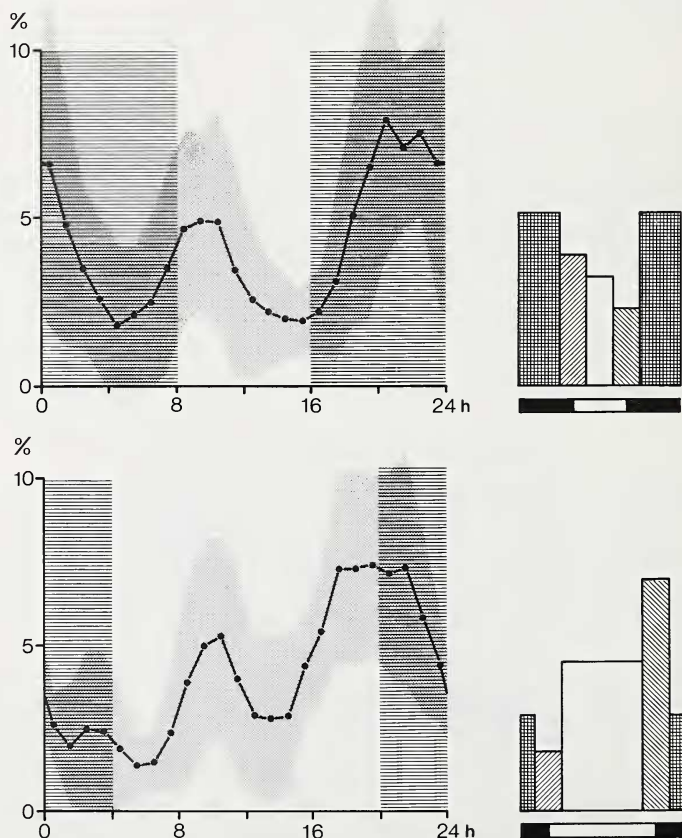


Abb. 6. Aktivitätsverteilung im Kurztag (oben) und extremen Langtag (unten), 10 Tiere. Blockdiagramme rechts entsprechend Abb. 4

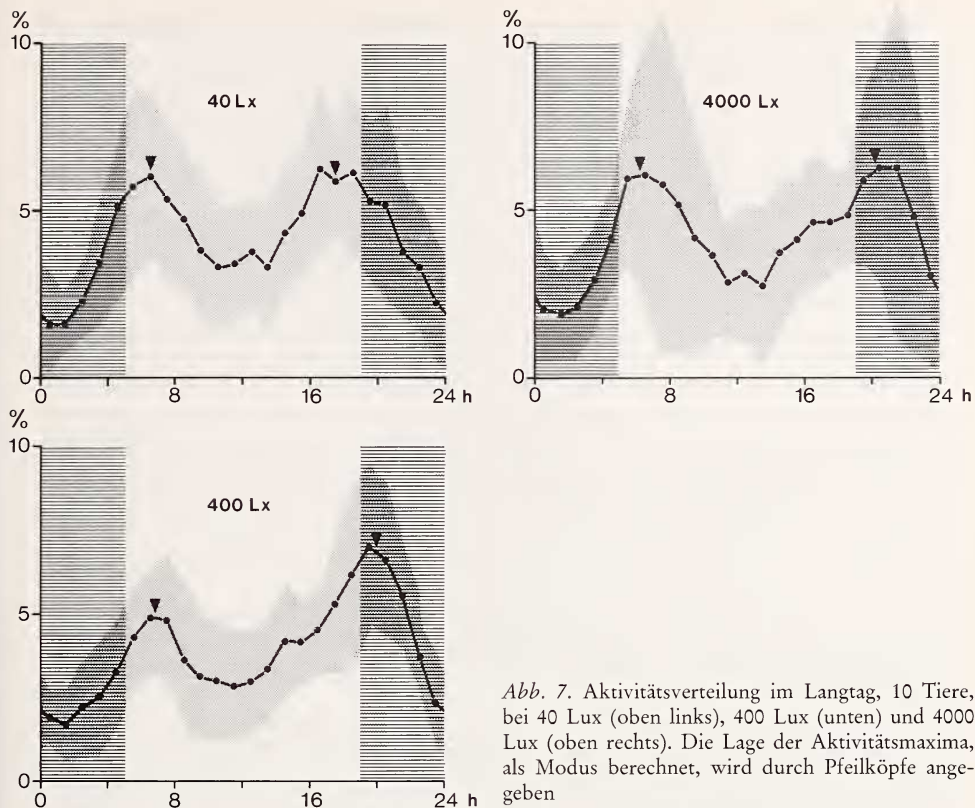


Abb. 7. Aktivitätsverteilung im Langtag, 10 Tiere, bei 40 Lux (oben links), 400 Lux (unten) und 4000 Lux (oben rechts). Die Lage der Aktivitätsmaxima, als Modus berechnet, wird durch Pfeilköpfe angegeben

Maximum in die Dunkelzeit hinein, bei unserem Untersuchungsgut immerhin um mehr als 2 h (Pfeilköpfe in Abb. 7). Hier bahnt sich also ein Übergang von der Tag- zur Nachtaktivität an, womit sich die Tiere als dämmerungsaktiv erweisen.

Diskussion

In wesentlichen Punkten stimmen unsere Befunde mit denen von STUTZ (1972) und PIETREWICZ et al. (1982) überein, sie weichen ab von THIESSEN et al. (1968), von LERWILL (1974), von ROPER (1976) und von ROPER and POLIOUDAKIS (1977). Zum Teil können die Widersprüche daraus erklärt werden, daß die interindividuelle Schwankung, die auch in unserem Untersuchungsgut stark bemerkbar ist, bei Verwendung zu kleiner Tierzahlen noch nicht kompensiert wird. Zum Teil beruhen sie sicher auch auf der Verwendung unscharfer Termini und/oder auf methodischen Differenzen.

Die Begriffe „Tag-“, „Nacht-“ und „Dämmerungsaktivität“ stammen aus der Praxis der Tierbeobachtung; sie sind unverzichtbar, doch ungenau: Was heißt aktiv? Wenn wir der Definition von ASCHOFF (1962) folgen, ist „ein Tier . . . tätig, wenn es Körperteile bewegt oder sich selbst fortbewegt“. Damit wird der träumende Hund, die zum Wiederkäuen gelagerte Kuh ebenso eingeschlossen wie die stereotypen Läufe des Gepards im Zoo. Dennoch bleibt ein so umfassender Begriff von Aktivität aus pragmatischen Gründen wertvoll, zumal sich die Häufigkeitsverteilung einzelner Verhaltensweisen oft mit der der Gesamtaktivität weitgehend deckt, wie das bei *Meriones unguiculatus* für Lokomotion,

Graben, Autogrooming, Essen (Ausnahme: Trinken) gezeigt wurde (PIETREWICZ et al. 1982). Weit problematischer ist die Zuordnung eines Aktivitätsmusters zu Tageszeiten: Ist die Lage des Aktivitätsgipfels entscheidend? Dann müßten unsere Langtagtiere bei 40 Lux als tag-, bei 4000 Lux als nachtaktiv bezeichnet werden. Vielleicht sollte man eher die Aktivitätssumme eines Tagesabschnittes entscheiden lassen. Aber auch wenn der Vorteil einer solchen Betrachtung durch die Blockdiagramme der Abbildungen 4 und 6 demonstriert wird, sollte ergänzend Zahl und Lage der Maxima genannt werden. Zusätzlich müssen ausreichende Angaben über die Haltungsbedingungen während der Untersuchung gemacht werden, denn Aktivitätsmuster erweisen sich gerade durch ihre Varianz (zwischen Arten, zwischen Habitaten, zwischen Individuen) als Ergebnis der Auseinandersetzung mit der Umwelt.

Bei Säugetieren sind sehr unterschiedliche Abfolgen von Aktivitäts- und -ruhezeiten verwirklicht. Neben Arten, bei denen eine circadiane Organisation nur schwer zu erkennen, weil durch zahlreiche infradiane Kurzperioden überdeckt ist (z. B. Hausspitzmaus, GENOUD und VOGEL 1981), reicht die Skala von ganz strikter Nachtaktivität (z. B. Gleitbeutler, KLEINKNECHT et al. 1985) und weitgehender Nachtaktivität mit kleinen Ausnahmen in der Hellzeit (z. B. Europäischer Igel, BOITANI and REGGIANI 1984) über Formen mit lediglich einer Bevorzugung der Dunkelheit (z. B. Meerschweinchen, BÜTTNER und WOLLNIK 1982) bis hin zu exklusiver Tagaktivität (z. B. Spitzhörnchen, WEIGOLD 1979); die Skala schließt auch viele Formen ein, die vor allem in den Dämmerungszeiten aktiv sind, wie etwa der Alpensteinbock (BÖCK 1984), und die damit zum „Bigeminustyp“ der Aktivitätsverteilung nach ASCHOFF (1957) überleiten. Dieser Typ ist durch Maxima zu Beginn und gegen Ende der Aktivitätszeit gekennzeichnet und wird unter den dunkelaktiven Formen z. B. durch das Meerschweinchen vertreten. Bei den hellaktiven Formen kann *Meriones unguiculatus* als Repräsentant gelten.

Auch wenn die Aktivitätsverteilung einer Spezies einem ererbten Grundmuster folgt, ist sie nicht einfach als Invariable zu sehen sondern im Rahmen ökologischer Anpassung. So können in dieser Hinsicht auch zwischen einander nahe stehenden Arten beträchtliche Unterschiede festgestellt werden, wie etwa für einige Arten der Gattungen *Gerbillus* und *Meriones* (FIEDLER 1972). Dabei ist zu erwarten, daß die Aktivitätsrhythmik nicht starr das Habitat abbildet, sondern dessen Veränderungen adäquat beantworten kann. Das Verbreitungsgebiet von *Meriones unguiculatus* erstreckt sich in nord-südlicher Richtung von Korea bis in die Mongolei; damit sind verschiedene Populationen dieser Art weniger starken bis extremen jahreszeitlichen Wechsels ausgesetzt. Eine circannuale Variation der Aktivität wurde 1977 von NATALINI beobachtet. Auch der Einfluß, den eine Änderung des Erdmagnetfeldes auf die Spontanaktivität von *Meriones unguiculatus* ausübt (STUTZ 1971), ist in diesen Zusammenhang zu stellen. Die Wechsel des Aktivitätsmusters bei Lang-, dann Kurz-, dann Langtaghaltung, wie sie hier berichtet werden, können ebenfalls als saisonale Anpassung aufgefaßt werden. Darüber hinaus könnte auch eine Korrelation gesehen werden zwischen der Lage der Maxima im hier beschriebenen Langtag-Bigeminus und der um die jeweils selbe Zeit von LEONTJEV (1954) im Freiland beobachteten hohen Zahl von Samen eintragenden Tieren; man könnte die bei den unter 4000 Lux gehaltenen Tieren besonders ausgeprägte mittägliche Siesta dahingehend interpretieren, daß sie an besonders hellen Tagen die Mittagshitze meiden. Man könnte sogar die Phase nächtlicher Aktivität bei den Kurztag-(„Winter-“)Tieren als thermoregulatorische Maßnahme verstehen (McFARLAND 1981). Solche Parallelen sollten indes trotz einer gewissen Plausibilität höchst vorsichtig gezogen werden; zum einen liegen keine ausreichenden Beobachtungen aus dem Freiland vor, zum anderen kann schon allein die Gefangenschaft mit allen Umständen der Haltung unter künstlichen Bedingungen (z. B. fehlt in den meisten Tierräumen eine Dämmerungsanlage) das Aktivitätsmuster stark beeinflussen oder nachgerade umdrehen, wie beim Kaninchen (KRAFT 1978) und bei der Hausspitzmaus (GENOUD und VOGEL 1981) deutlich demonstriert wurde. Dabei verweisen die Letztgenannten ganz

zu Recht auf die besondere Bedeutung der Nahrungssuche für die Ausgestaltung circadianer und circannualer Rhythmen.

Mit der Wirkung von Außenparametern (Licht, Temperatur, Nahrung) interferiert die des spezies- und individualtypischen Verhaltens. Die hier untersuchte Art hat ein insgesamt stark ausgeprägtes exploratorisches Verhalten (OSBORNE 1977). Vermutlich geht davon auch unter den reizarmen Käfigbedingungen ein erheblicher Beitrag zur Spontanaktivität aus. Der starken interindividuellen Varianz dieses Verhaltens (THOMPSON and LIPPMAN 1972) kann ein Teil der starken Streuung in den Mittelwertskurven zugeschrieben werden. Diese Streuung sollte aber weniger als Mangel denn als Charakteristikum bewertet werden, zumal darauf auch die Anpassungsfähigkeit von *Meriones unguiculatus* beruhen dürfte. Diese Spezies eignet sich vielleicht gerade wegen ihrer Plastizität besonders für eine Analyse der multifaktoriellen Entstehung von circadianen und circannualen Aktivitätsrhythmen.

Zusammenfassung

Adulte Männchen von *Meriones unguiculatus* haben einen nicht besonders prägnanten, aber noch deutlich nachweisbaren circadianen Aktivitätsrhythmus mit bimodalem Verlauf, dem im Langtag am ehesten das Etikett „dämmerungsaktiv“ gerecht wird, im Kurztag sind die Tiere nacht- und morgenaktiv. Eine Modifikation dieser Aktivitätsverteilung ist auch durch die Beleuchtungsstärke zu erzielen.

Literatur

- ASCHOFF, J. (1957): Aktivitätsmuster der Tagesperiodik. *Naturwissenschaften* **13**, 361–367.
 — (1962): Spontane lokomotorische Aktivität. *Handb. Zool.* **8**, 11, 1–174.
 BANNIKOV, A. G. (1954): Mammals of the Mongolian People's Republic. *Trudy Mongol'skoi Komissii* **53**, 410–415. Transl. D. Lay, distributed by Tumblebrook Farm, W. Brookfield, Mass., USA.
 BÖCK, F. (1984): Beobachtungen zur Aktivitätsperiodik des Alpensteinbocks (*Capra ibex ibex* L.) im natürlichen Lebensraum. 58. Hauptversammlung Dt. Ges. f. Säugetierkunde, Göttingen.
 BOITANI, L.; REGGANI, G. (1984): Movements and activity patterns of hedgehogs (*Erinaceus europaeus*) in mediterranean coastal habitats. *Z. Säugetierkunde* **49**, 193–206.
 BÜTTNER, D.; WOLLNIK, F. (1982): Untersuchungen zur Kurzzeitperiodik beim Meerschweinchen (*Cavia aperea* f. *porcellus*). 1. Bewegungsaktivität unter Licht-Dunkel-Wechsel, Dauerdunkel und Dauerlicht. *Z. Säugetierkunde* **47**, 370–380.
 FIEDLER, U. (1972): Beobachtungen zur Biologie einiger Gerbillinen, insbesondere *Gerbillus (Dipodillus) dasyurus*, Myomorpha, Rodentia) in Gefangenschaft. II. Ökologie. *Z. Säugetierkunde* **39**, 24–41.
 GENOUD, M.; VOGEL, P. (1981): The activity of *Crociodura russula* (Insectivora, Soricidae) in the field and in captivity. *Z. Säugetierkunde* **46**, 222–232.
 KLEINKNECHT, S.; ERKERT, H. G.; NELSON, J. E. (1985): Circadian and ultradian rhythms of activity and O₂-consumption in three nocturnal Marsupialian species: *Petaurus breviceps*, Phalangeridae; *Dasyuroides byrnei*, Dasyuridae; *Monodelphis domestica*, Didelphidae. *Z. Säugetierkunde* **50**, 321–329.
 KRAFT, R. (1978): Beobachtungen zur Tagesperiodik von Wild- und Hauskaninchen. *Z. Säugetierkunde* **43**, 155–166.
 LEONTJEV, A. N. (1954): Zur Ökologie der Mongolischen Renmmaus (Titel und Artikel in russischer Sprache). *Isw. Irkutsk. protivotschumn. Inst. Sibiri i daln. Wost. T.* **12**, 137–149.
 LERWILL, C. J. (1974): Activity rhythms of Golden hamsters (*Mesocricetus auratus*) and Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) by direct observation. *Proc. zool. Soc. London* **174**, 520–523.
 MCFARLAND, D. (1981): *The Oxford Companion to Animal Behaviour*. Oxford: Oxford Univ. Press.
 NATALINI, J. J. (1977): Circannual activity in the mongolian gerbil, *Meriones unguiculatus*. *Am. Soc. Zoology* **17**, 898.
 OSBORNE, G. L. (1977): Differences in locomotor activity between rats and gerbils in response to novelty. *Behav. and Biology* **19**, 548–553.
 PIETREWICZ, A. T. (1982): Activity rhythms in the mongolian gerbil under natural light conditions. *Physiol. and Behav.* **29**, 377–380.
 ROPER, T. J. (1976): Sex differences in circadian wheel running rhythms in the mongolian gerbil. *Physiol. and Behav.* **17**, 549–551.
 ROPER, T. J.; POLIOUDAKIS, E. (1977): The behaviour of Mongolian Gerbils in a semi-natural environment, with special reference to ventral marking, dominance and sociability. *Behaviour* **61**, 207–237.

- STUTZ, A. M. (1971): Effects of weak magnetic fields on gerbil spontaneous activity. *Annals of the New York Acad. of Sci.* 312-323.
- (1972): Diurnal rhythms of spontaneous activity in the mongolian gerbil. *Physiol. Zool.* 45, 325-333.
- TANIMOTO, K. (1943): Ecological studies of plaque-carrying animals in Manchuria. *Zool. Mag. (Tokyo)* 55, 111-127. Transl. N. Chida, distributed by Tumblebrook Farm, W. Brookfield, Mass., USA.
- THIESSEN, D. D.; LINDZEY, G.; BLUM, S. L.; TUCKER, A.; FRIED, H. C. (1968): Visual behaviour of the mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Psychon. Sci.* 11, 23-24.
- THIESSEN, D. D.; YAHR, P. (1977): The gerbil in behavioural investigations. Austin-London: University of Texas Press.
- THOMPSON, R. W.; LIPPMAN, L. G. (1972): Exploration and activity in the gerbil and rat. *J. Comp. Physiol. Psychology* 80, 439-448.
- WEIGOLD, H. (1979): Körpertemperatur, Sauerstoffverbrauch und Herzfrequenz bei *Tupaia belangeri* Wagner, 1841 im Tagesverlauf. *Z. Säugetierkunde* 44, 343-353.

Anschrift der Verfasser: Prof. Dr. TH. HEINZELLER und B. ASCHAUER, Anatomische Anstalt der Universität München, Pettenkoferstr. 11, D-8000 München 2, BR Deutschland